

EL PROBLEMA DE LA PÁLEA DE *ORYZA* L. ¹

Por OVIDIO NÚÑEZ

Es una idea, no el resultado
de un experimento ⁽²⁾

INTRODUCCIÓN

El valor morfológico de las brácteas que constituyen la espiguilla de *Oryza* L. ha sido extensamente discutido en la literatura pertinente; un resumen de las opiniones formuladas se encuentra en trabajos recientes (Schweickerdt y Marais, 1956; Butzin, 1965).

Los autores modernos aceptan en general la siguiente constitución: las dos brácteas escuamiformes situadas en la extremidad del pedicelo son glumas vacías; las dos brácteas lineales que siguen hacia arriba, por encima de la articulación de la raquilla, son lemmas estériles; luego se encuentra el antecio fértil, formado por una lemma 5-nervada y una glumela superior 3-nervada, dos lodículas, seis estambres y un pistilo. La glumela superior es semejante a la lemma fértil: es uniaquilada y posee un nervio medio y dos laterales; difiere, entonces, de la glumela superior típica de las gramíneas o profilo de la ramita florífera, que es biaquilada y carece de nervio medio.

La interpretación de la glumela superior ha sido objeto, en épocas recientes, de agudas controversias. La mayor parte de los autores opina que se trata de una pálea genuina, explicándose de diversas maneras la presencia de un nervio medio: ausencia de la presión ejercida por la raquilla, origen a partir de dos hojitas que

(¹) Contribución nº 79 del Instituto de Edafología e Hidrología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

(²) La frase del epígrafe reproduce textualmente el comentario del Profesor Farodi al concluir la lectura de mi anterior nota sobre el tema. Estas palabras revelan con singular elocuencia la línea general del pensamiento de mi malogrado Maestro y amigo, a cuya memoria dedico el presente trabajo. Curiosamente, repetía la reflexión de Schiller cuando Goethe le explicó, mediante un dibujo, su concepción del antófito arquetípico (Arber, 1950).

se fusionan tempranamente, primordio de pálea fusionado con el primordio de la raquilla.

Una interpretación totalmente diferente es la de Peterson (1935), Pilger (1939) y Parodi (1939). Estos autores sostienen que la glumela superior de *Oryza* y, por extensión, de todos los representantes de las *Oryzoideae* es la lemma de un antecio superior reducido que ejerce las funciones de la pálea en el antecio fértil actual, cuya verdadera pálea ha desaparecido. Esta interpretación, propuesta independientemente, varía en lo relativo a las partes restantes que resultaron suprimidas al fusionarse los dos antecios.

Una teoría similar a la recién mencionada, aunque más compleja, la propuse en una nota anterior (Núñez, 1951): la glumela superior de la espiguilla uniflora de *Oryza* L. es una estructura heterogénea que resultó de la concrescencia de la lemma de un antecio superior con la pálea del antecio fértil actual.

Durante la última década he coleccionado numerosas espiguillas anormales de diferentes cultivares de *Oryza sativa* L. y hallé nuevas evidencias de que la glumela superior no es un órgano homogéneo y no equivale, por consiguiente, a una pálea genuina.

Debido a la falta del instrumental necesario, no fue posible completar el análisis morfológico de las espiguillas con un estudio anatómico; una tarea de esta índole hubiese sido útil para aclarar algunos detalles que la naturaleza del material me impide considerar.

ORIGEN Y DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL

Las espiguillas anormales pertenecen a numerosos cultivares de *Oryza sativa* L. subsp. *japonica* Kato, multiplicados en la Estación Experimental de Arroz, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Plata; entre ellos pueden mencionarse Precosur F.A., Chacarero F.A., Blue Rose, Zenith, Honduras Glacé, Bertone, etc. Algunos de ellos se originaron de cruzamientos artificiales, otros son selecciones de cultivares introducidos en el país. En líneas segregantes del mutante "minutoide", descubierta por el Profesor Julio Hirschhorn en un cultivo de Blue Rose, también aparecen espiguillas anormales.

Las anomalías se presentan año tras año en los más diversos cultivares y su característica relevante consiste en que se repiten siguiendo un mismo patrón.

Como se verá más adelante, en los representantes de la subsp. *indica* Kato, que no llegan a florecer en la latitud de La Plata, aparecen aún con mayor frecuencia espiguillas anormales.

Diversas plantas caracterizadas por producir abundantes espiguillas anormales fueron investigadas citológicamente. En todos los

casos se verificó la presencia del número normal de cromosomas ($2n = 24$) y un comportamiento meiótico regular.

En las figuras que se describirán a continuación, las brácteas que constituyen la espiguilla han sido numeradas correlativamente, comenzando desde la base. Así, en una espiguilla con un número normal de brácteas, 1 y 2 son las dos glumas vacías, 3 y 4 las dos lemmas estériles, 5 es la glumela inferior del antecio fértil; gl. s. es la glumela superior.

Fig. 1. Bráctea 5 (lemma fértil) cortada longitudinalmente para dejar ver la glumela superior dividida en tres partes: *a* y *b* (semipáleas), fusionadas en la base con sendas lodículas, *c* bráctea (lemma) inserta en un eje distinto del eje floral. La flor consta de una tercera lodícula, un ovario poco desarrollado y un número indeterminado de estambres.

Fig. 2-3. Glumela superior como en la Fig. 1; *c* en posición externa. La flor corresponde a la lemma 5 y posee dos lodículas, 6 estambres y un cariopse poco desarrollado (*pi*).

Fig. 4. Espiguilla vista del lado adaxial para mostrar el origen de la lemma *c*. La mitad de la lemma fértil (5) fue eliminada. La semipálea *a* es más desarrollada que la *b*. La flor posee dos lodículas, seis estambres y un pistilo.

Fig. 5. Lemma estéril (4) eliminada para mostrar proliferación en la axila (br. ax.). Lemma fértil (5) eliminada para mostrar la glumela superior formada por dos semipáleas *a* y *b*, y la lemma *c*. La flor posee dos lodículas, un número no determinado de estambres y un pistilo.

Fig. 6-7. Espiguilla similar a la anterior. En la Fig. 7, se eliminó la lemma estéril 4 para mostrar la posición de la lemma *c*. La flor posee dos lodículas, seis estambres y un pistilo.

Fig. 8-9. Lemma fértil (5) y lemmas estériles (3 y 4) eliminadas. Bráctea *c* en posición externa y superior respecto de las semipáleas *a* y *b*. La flor posee dos lodículas, un número no determinado de estambres y un pistilo.

Fig. 10. Lemma estéril (4) eliminada para mostrar la posición de la lemma *c*. La flor posee dos lodículas, seis estambres y un pistilo. El pedicelo, eliminado, llevaba las dos glumas vacías normales.

Fig. 11-12. Espiguilla biflora. En la Fig. 12 están eliminadas la lemma 4 y parte de la lemma 5 para mostrar la posición de la lemma *c* respecto de las semipáleas *a* y *b*. La flor correspondiente a la lemma 5 posee dos lodículas, un pistilo y un número indeterminado de estambres, probablemente 3 ó 4. La lemma *c* lleva en su axila un pistilo atrofiado, no existiendo rastros de estambres ni lodículas. Pedicelo eliminado.

Fig. 13. Espiguilla cuya lemma *c* muestra tendencia a la radialidad y ha rotado. Glumela superior de 5 separada en dos semipáleas (*a* y *b*) cuyas bases muestran comienzo de concrescencia. La flor posee dos lodículas, un número no determinado de estambres y un cariopse en formación.

Fig. 14-16. Espiguilla biflora. En la Fig. 16 la lemma 4, parte de la lemma 5 y la semipálea *a* fueron cortadas. La flor 5 posee dos lodículas, tres estambres y un pistilo. La flor *c* posee dos o tres estambres y un pistilo más pequeño que el anterior.

Fig. 17-18. Espiguilla con lemma *c* fuertemente plegada en la base. Semipálea *a* eliminada en la Fig. 18 para mostrar la posición de *c*. Hay dos lodículas, un número no determinado de estambres y un pistilo deformado, con cuatro estilos, que pueden corresponder a la flor 5.

Fig. 19-20. Bráctea *c* convoluta, y encorvada hacia el ápice, vacía. En la Fig. 20 se eliminó la mitad de la lemma 5 y se desplazó la semipálea *b* para mostrar la inserción de *c* y la oblicuidad del pistilo; la flor posee, además, dos lodículas y un número no determinado de estambres.

Fig. 21-22. Lemmas estériles y lemma fértil eliminadas. La bráctea *c* se origina entre las semipáleas *a* y *b*, está fuertemente plegada y vacía. La flor posee dos lodículas, al parecer tres estambres y un pistilo con tres estilos, uno de ellos rudimentario.

Fig. 23-24. Bráctea 5 eliminada para mostrar las dos semipáleas *a* y *b* y la bráctea *c* bien desarrollada y vacía. La flor posee dos lodículas, cuatro estambres y un pistilo atrofiado.

Fig. 25. Lemma estéril (4) eliminada para mostrar las semipáleas *a* y *b* fusionadas hasta un tercio de su longitud a lo largo del plano medial; en el interior la lemma *c* bien desarrollada, fuertemente plegada en la base y vacía. La flor posee dos lodículas, un número no determinado de estambres y un pistilo atrofiado. Más detalles en el texto.

Fig. 26-27. Espiguilla aparentemente normal; la glumela superior redondeada en el dorso. En la Fig. 27 se eliminó la lemma 5 para permitir ver la lemma *c* interna. Hay dos pistilos en estrecho contacto, uno de ellos deformado situado en la axila de *c*. Las lodículas están en la posición normal, fusionadas con la base de la g.l.s.; al parecer existen seis estambres.

Fig. 28. Espiguilla similar a la anterior. Lemma *c* vacía. Flor en axila de la lemma 5, normal; número de estambres no determinado.

Fig. 29-30. Espiguilla similar a las dos anteriores, pero semipáleas *a* y *b* separadas hasta la base. Lemma *c* comprimida entre el cariopse y las semipáleas. Lodículas en posición normal.

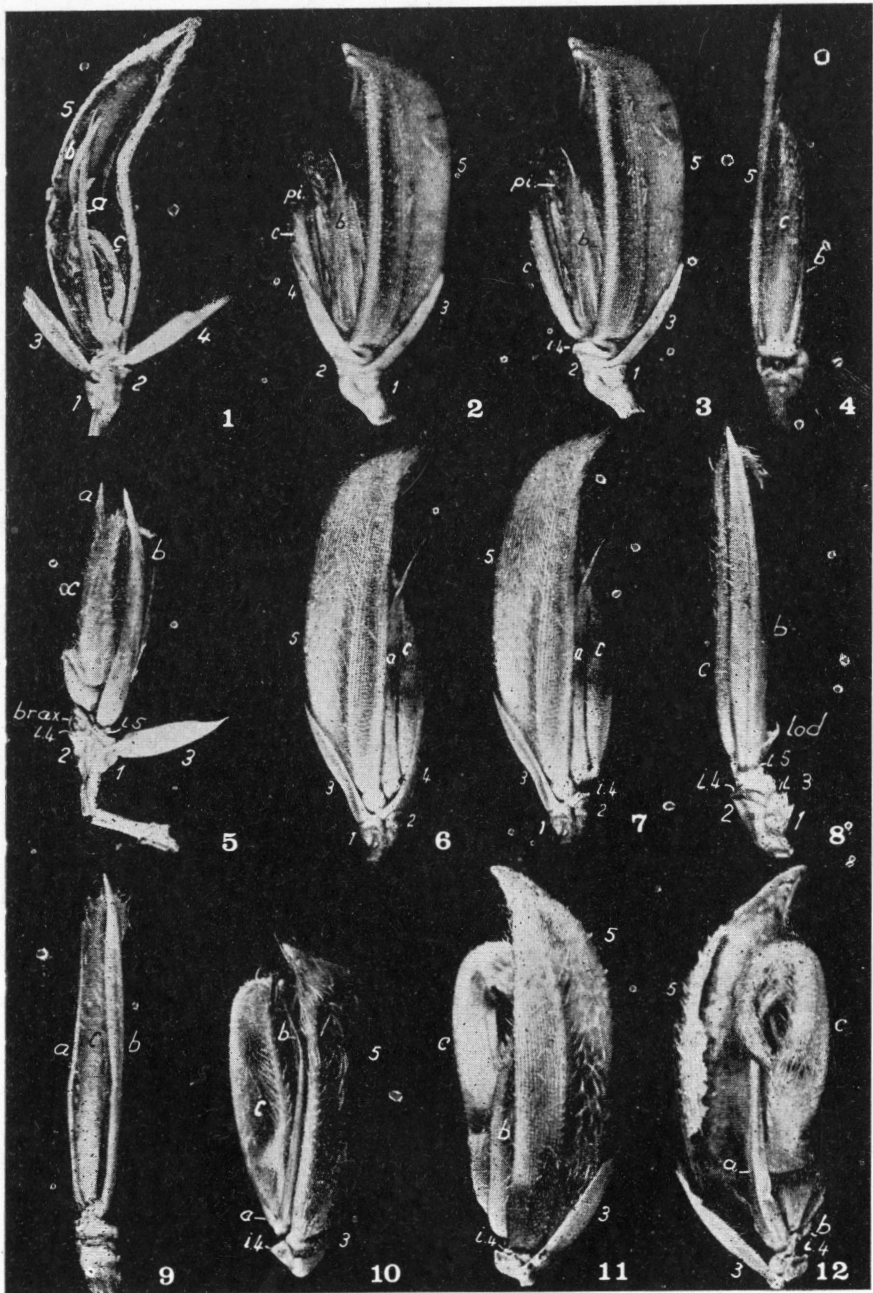
Fig. 31. Espiguilla similar a la anterior. Lemma *c* vacía. Flor con dos lodículas; cariopse formado (eliminado).

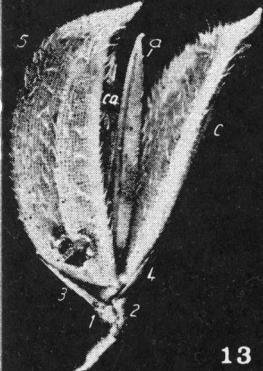
Fig. 32-33. Lemma *c* concrecente con la semipálea *b*, excepto en el ápice; semipálea *a* muy reducida y libre. Las dos lodículas en posición normal, fusionadas con la base de las semipáleas; hay restos de seis estambres y un cariopse pertenecientes a 5.

Fig. 34-35. Lemma fértil (5) eliminada. Lemma *c* concrecente con semipálea *a*; semipálea *b* (Fig. 35) libre, excepto cerca de su base, donde es concrecente con *c*. Flor en axila 5 con dos lodículas, un pistilo atrofiado y un número indeterminado de estambres.

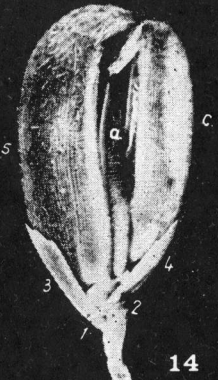
Fig. 36-37. Lemma *c* muy desarrollada y concrecente con la semipálea *a*. Semipálea *b* (Fig. 36) libre hasta poco antes de la base e interna con relación a *c*.

La espiguilla contiene una flor con dos lodículas en posición normal, una tercera lodícula en posición posterior, un pistilo atrofiado y al parecer seis estambres. El eje floral está inclinado hacia la bráctea compleja que funciona como g.l.s., pero no se pudo determinar si corresponde a la axila de la lemma 5 o de la lemma *c*.

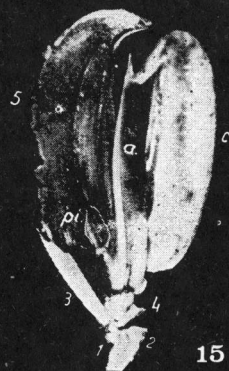




13



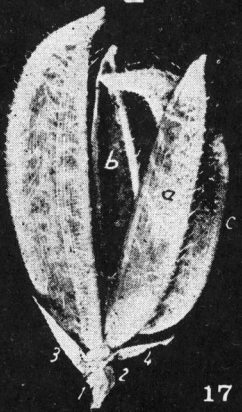
14



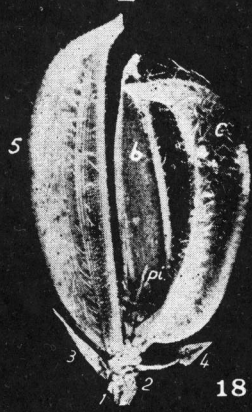
15



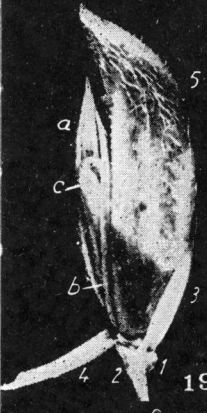
16



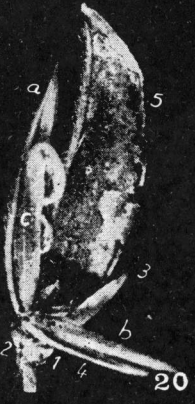
17



18



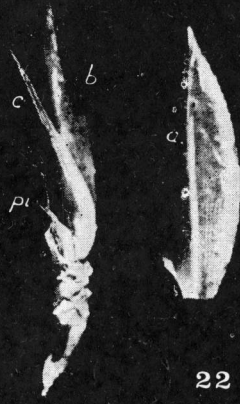
19



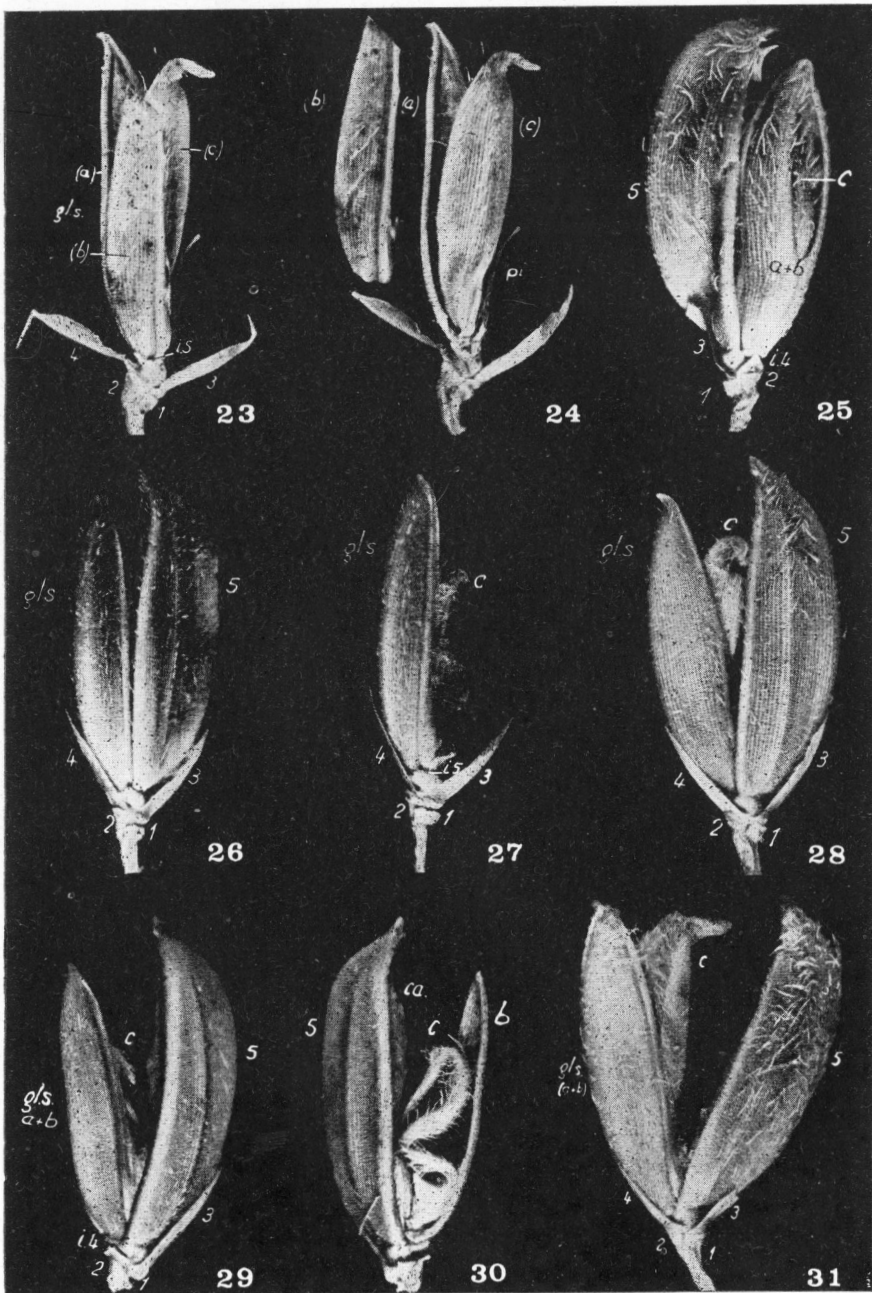
20

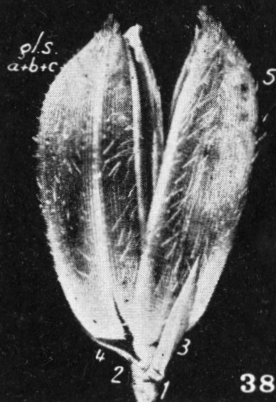
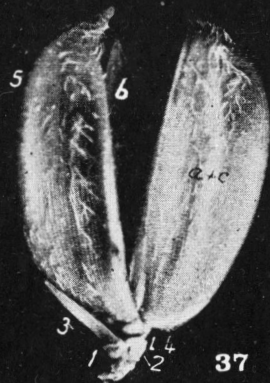
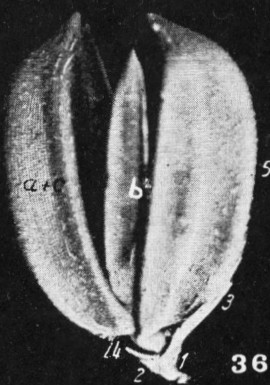
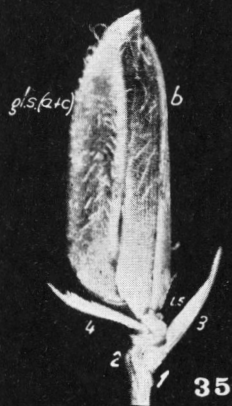
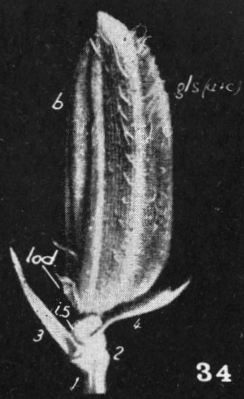
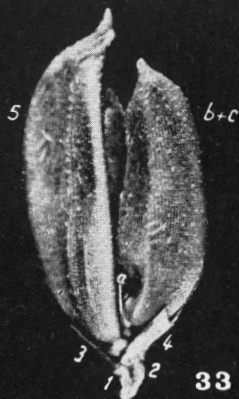
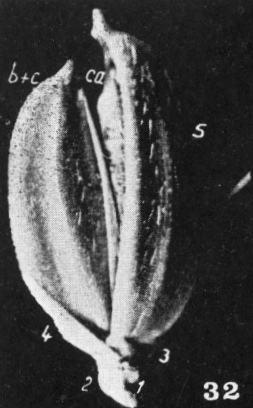


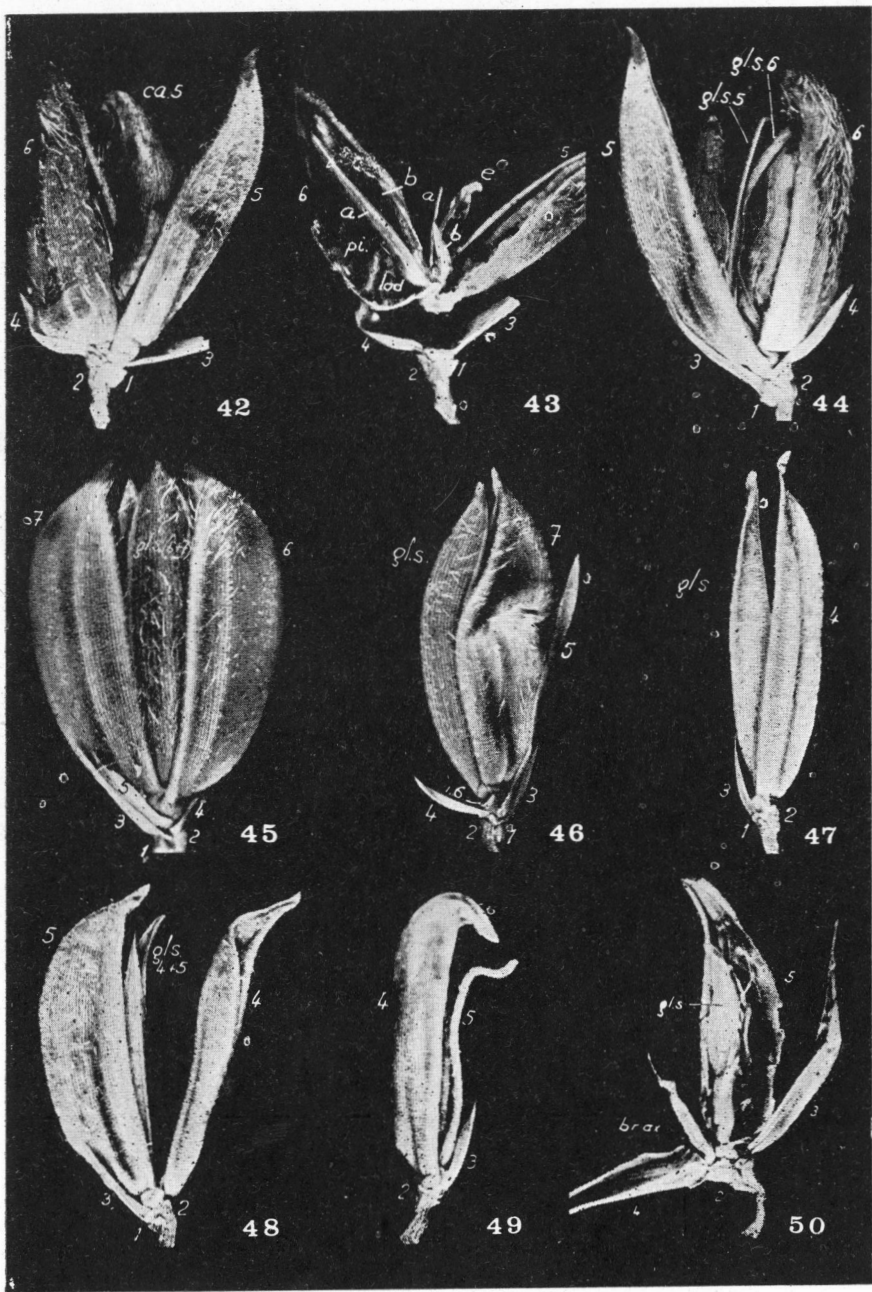
21

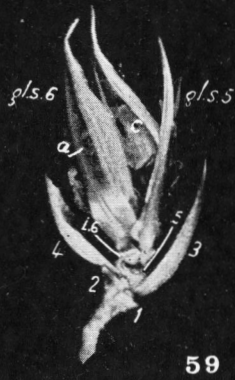
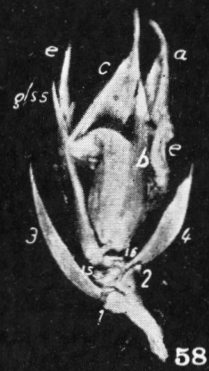
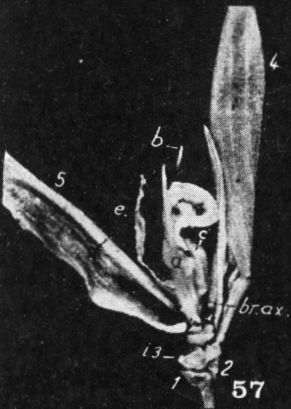
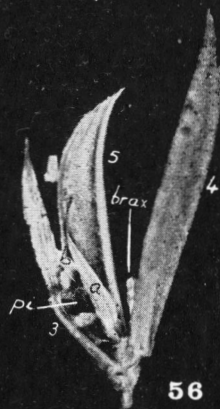
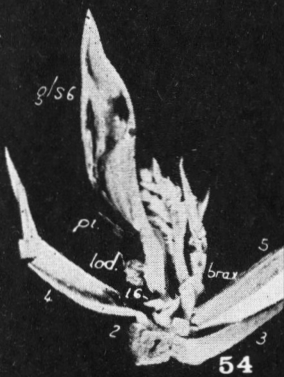
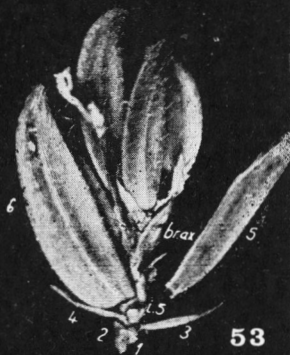
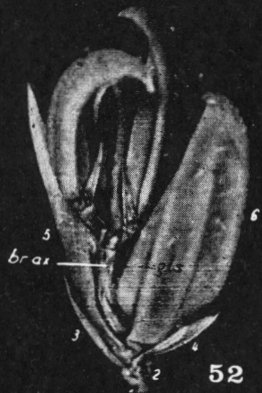
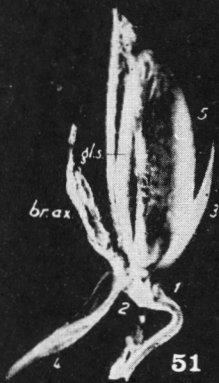


22









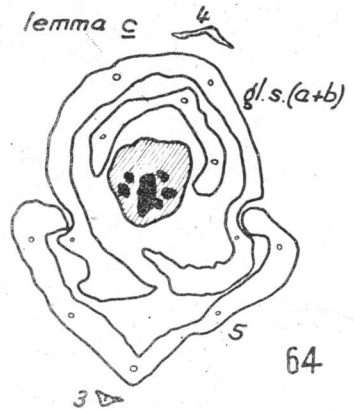
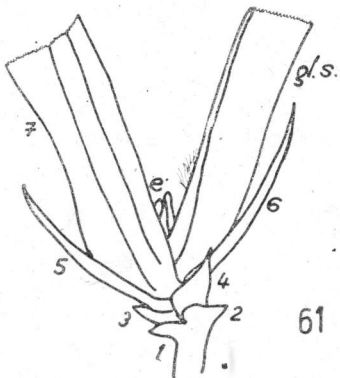
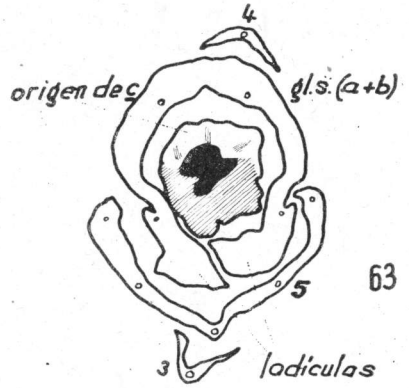
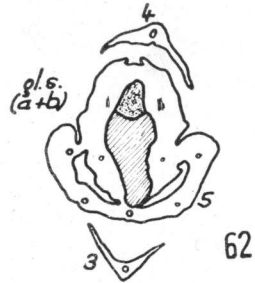
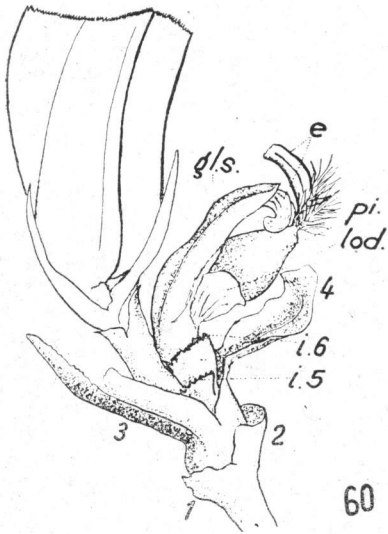


Fig. 38. Glumela superior constituida por la lemma *c* completamente conrescente con las semipáleas *a* y *b*, muy desarrolladas. En el interior hay una flor formada por dos lodículas fusionadas con la base de las semipáleas, un número indeterminado de estambres y un pistilo atrofiado. Flanqueando el pistilo, dos estructuras lineales cartilaginosas semejantes a las semipáleas de la Fig. 41 (izquierda), pero mucho más pequeñas. La desgarradura que muestra la g.l.s. en su base fue producida accidentalmente.

Fig. 39-41. Espiguilla con seis brácteas, biflora. Lemma 5 eliminada (Fig. 40-41) y lemma 6 eliminada (Fig. 41). Las g.l.s. de 5 y 6 reducidas a los bordes cartilaginosos de las respectivas semipáleas. En cada antecio hay dos lodículas, cuatro estambres y un pistilo.

Fig. 42-43. Espiguilla similar a la anterior, pero las semipáleas más desarrolladas. El cariopse se encuentra en la axila de la lemma 5. En la axila de 6 hay varios estambres, quizá seis, y un pistilo. La semipálea *b* del antecio 6 parece conrescente con una bráctea *c* poco desarrollada. El punto de articulación de la raquilla se encuentra entre las brácteas 4 y 5.

Fig. 44. Espiguilla biflora. La glumela superior de 6 posee nervio medio; la g.l.s. de 5 parece carecer de nervio medio.

Fig. 45. Espiguilla biflora con lemma estéril supernumeraria (5). Las g.l.s. de ambos antecios están fusionadas dorsalmente, formando páleas laterales. Cada flor posee dos lodículas y un número indeterminado de estambres; los cariopses se encuentran en estrecho contacto. Más detalles en el texto.

Fig. 46. Espiguilla con dos lemmas estériles supernumerarias (5 y 6) iguales, la 6 eliminada para mostrar el antecio fértil (normal).

Fig. 47. Espiguilla con cuatro brácteas y g.l.s. normal. La lemma fértil es la segunda lemma estéril. La flor posee dos lodículas pequeñas, tres estambres y un pistilo atrofiado.

Fig. 48. Bráctea 4 (segunda lemma estéril) muy desarrollada. g.l.s. de antecios 4 y 5 conrescentes como en la Fig. 45. Una sola flor en axila de lemma 5, con tres estambres y un pistilo atrofiado. Lodículas de ambos antecios en posición normal.

Fig. 49. Bráctea 4 (segunda lemma estéril) muy desarrollada y vacía. Bráctea 5 transformada en órgano radial. Más detalles en el texto.

Fig. 50. Espiguilla con tendencia a la clorantía y proliferada. En la axila de la bráctea 4 se ha formado un profilo adosado que envuelve un brote atrofiado.

Fig. 51. Espiguilla similar a la anterior. En la axila de la bráctea 4 se ha desarrollado en posición transversal una ramita de inflorescencia con espiguillas reducidas.

Fig. 52-53. Espiguilla con proliferación en la axila de la lemma supernumeraria (5); muestra un profilo adosado similar a una g.l.s. y una inflorescencia reducida, con algunas espiguillas perfectas y otras atrofiadas. El antecio fértil es normal.

Fig. 54. Espiguilla clorántica y proliferada. Lemma 5 apartada para mostrar inflorescencia en su axila, precedida de un profilo adosado. La lemma fértil (6) fue eliminada para mostrar la glumela superior. La flor es normal.

Fig. 55-56. Espiguilla clorántica y proliferada. Una ramita de inflorescencia

en la axila de la bráctea 4. La glumela superior del antecio fértil está formada por dos semipáleas (*a* y *b*). La flor es normal, pero con el pistilo algo hipertrofiado.

Fig. 57. Espiguilla clorántica y prolifcada. En la axila de la bráctea 4 hay un profilo adosado y una inflorescencia atrofiada. La glumela superior está separada en dos semipáleas (*a* y *b*) y la lemma *c*. La flor es normal.

Fig. 58-59. Espiguilla biflora. Las lemmas 5 y 6 fueron eliminadas. En la axila de la lemma 5 hay dos semipáleas (*a* y *b*) y una flor con dos lodículas, un número indeterminado de estambres y un pistilo. La glumela superior en la axila de 6 está separada en dos semipáleas (*a* y *b*) de tamaño desigual y la lemma *c*. Hay dos lodículas en la posición normal y los estambres y el ovario son cloránticos.

Fig. 60. Espiguilla con una lemma supernumeraria clorántica. Lemma 5 eliminada para mostrar una espiguilla completa, con pedicelo, en su axila. Lemma 6 eliminada para mostrar la flor, compuesta por dos lodículas, varios estambres (menos de seis) y un pistilo con tres estilos.

Fig. 61. Espiguilla con cuatro glumas vacías. Antecio fértil normal.

Fig. 62-64. Cortes microtómicos transversales por una espiguilla similar a la de la Fig. 28, con lemma *c* interna por concrescencia de las semipáleas *a* y *b*. El pistilo estaba transformado en cariopse, que fue eliminado. La serie de cortes es ascendente. Esquemático.

Otras anormalidades no representadas en este trabajo se mencionan a continuación: una o las dos lodículas transformadas en estambres; varias espiguillas con un estambre lateral terminando en estigma; una espiguilla con gineceo biovulado; espiguillas bifloras con cuatro estambres cada una; panojas parcial o totalmente frondescentes.

OBSERVACIONES CRÍTICAS Y DISCUSIÓN

Arber (1950) comentó en una página brillante la significación de las anormalidades en el estudio de la estructura normal, oponiéndose al uso de los fenómenos teratológicos para extraer conclusiones relativas a la historia ancestral. Dice esta autora (op. cit., pág. 6): "Abnormalities, like other exceptional cases, at least show incontestably what the plant *can* do; it is thus, in its revelation of potentialities not usually actualised, that teratology may throw light upon normal happenings".

Mi punto de vista es similar. Así, las anormalidades descritas en este trabajo son usadas para interpretar la morfología de la espiguilla normal y, especialmente, para resolver el problema de si la glumela superior corresponde o no a una pálea genuina.

Los resultados del análisis de las modificaciones experimentadas por la glumela superior indican que se trata de un órgano constituido por estructuras que pertenecen a dos ejes de diferente orden; por esta razón uso el término separación, en vez de desdoblamiento o córasis.

Las observaciones, efectuadas con microscopio estereoscópico provisto de lentes de buen aumento, muestran claramente que la bráctea *c* es producida por la raquilla, mientras las partes *a* y *b* pertenecen al eje de la flor situada en la axila de la lemma fértil normal, están invariablemente fusionadas en la base con sendas lodículas y corresponden a una pálea.

Para explicar la posición variable de *c* cuando se presenta separada de *a* y/o *b*, conviene dar una idea de cómo se originó en *Oryza* una glumela superior de composición heterogénea.

Según mi interpretación, el eje floral se desplazó hacia la extremidad de la raquilla, de manera que el primordio de la pálea se desarrolló a partir de este momento en íntima conexión con el primordio de la siguiente lemma formada por el eje de la espiguilla; esta lemma reemplazó a la cara media de la pálea y constituyó con sus caras laterales un órgano único.

La diferencia entre eje de la flor y eje de la espiguilla quedó, así, prácticamente eliminada, pero la flor no es terminal sino pseudo-terminal debido a la constitución heterogénea de la glumela superior.

Otro modo de encarar el proceso de concrecencia consiste en suponer que el primordio de la lemma del antecio terminal se puso en íntima relación con el primordio de la pálea del antecio inmediato inferior por la abreviación del internodio —o, expresándolo en términos de diferenciación, del plastócrono— que media entre ambas lemmas.

La distinción entre estos dos casos depende del sentido en que se produce la organogénesis en el primordio de la espiguilla. La primera alternativa exige un orden anablastico, la segunda un orden catablastico. Como se verá más adelante, el problema aún no ha sido aclarado.

Un buen argumento a favor de la naturaleza heterogénea de la glumela superior de *Oryza* L. lo proporciona el hecho que la parte central posee una estructura anatómica idéntica a la de la glumela inferior y diferente de las partes laterales (Butzin, 1965).

Por consiguiente, si el valor morfológico de un filoma depende de la posición relativa que ocupe en el ápice, en el caso de *Oryza* y de los géneros de *Oryzoideae* que poseen una glumela superior similar (v. gr. *Leersia*) es preferible abandonar la terminología clásica y emplear para designarla un vocablo diferente: propongo denominarla *seudopálea*.

De acuerdo con lo expresado al comienzo de este capítulo, los distintos estados que revelan la heterogeneidad de la glumela superior y la aparición de un número variable de brácteas supernumerarias,

no representan la recapitulación de las etapas por las que habría pasado el proceso de reducción de una espiguilla ancestral a la espiguilla uniflora de *Oryza* y de los restantes representantes de la subfamilia.

Por el contrario, el proceso de conerescencia que dio origen a la pseudopálea creó una situación enteramente nueva. Las modificaciones que muestra dicha glumela, particularmente en aquellas espiguillas que en los demás aspectos son normales, reflejan la actividad del meristema apical en función de esa novedad estructural. Los órganos componentes se realizan aquí y ahora, en estricta sujeción a las leyes morfogenéticas del grupo considerado, con la sola limitación que le impone la constitución excepcional del antecio fructífero.

El punto crítico se encuentra en la base de la pseudopálea, en la zona de origen de su componente lemma, en cuya formación, por regla general, se gasta casi íntegramente el meristema apical de la raquilla. Debe existir todavía en esa zona, en íntimo contacto con el eje floral o conerescente con él, un resto de meristema de cuya actividad dependen las alteraciones mostradas por la pseudopálea.

Si el meristema apical se gasta íntegramente en la formación del componente lemma (bráctea *c* de las figuras), éste ocupará una posición terminal; tal caso no es imposible en gramíneas. Arber (1928), en su análisis de la espiguilla de *Gigantochloa scortechinii* (Bambúsea), demostró que no quedan rastros de tejido apical más allá del punto de origen de la lemma vacía terminal.

Así, en condiciones normales, en el ápice de la raquilla se forma un primordio mixto, a partir del cual la pálea del antecio fértil y la lemma superior vacía se diferencian conerescentes y constituyen una glumela superior heterogénea; en el interior de este antecio, en posición adaxial, queda un resto de meristema apical unido al eje de la flor. Los dos ejes participantes constituyen un sistema poco estable cuyo comportamiento suele alterarse durante el curso de la morfogénesis bajo la acción de ciertas condiciones externas o internas, o ambas combinadas.

Entre las condiciones externas pueden mencionarse el acortamiento del fotoperíodo, aumento en la humedad, variaciones bruscas de temperatura, etc.: las modificaciones numéricas y estructurales aparecen con más frecuencia en panojas formadas al final de la estación estival, cuando la acción de dichos factores se hace sentir intensamente. Por condiciones internas debe entenderse la constitución genotípica de las plantas: el mayor número de anomalías ocurre en líneas heterocigóticas derivadas de híbridos artificiales.

Si el sistema se desequilibra, el grado de asociación y la posición y crecimiento relativos de los componentes dependerán del área de los centros de crecimiento y de las condiciones de tiempo y espacio en que se produce la diferenciación.

Cuando el componente lemma (*c*) se origina antes e independientemente del componente pálea (*a*, *b*) y se atrasa en su diferenciación, las bases de las semipálea, libres de obstáculos, confluirán hacia atrás (Fig. 10), pudiendo llegar a fusionarse por detrás de la raquilla y encerrar totalmente a la lemma *c* (Fig. 28-31).

Cortes microtómicos de dos espiguillas idénticas a la mostrada en la figura 28, efectuados cuando preparé mi anterior comunicación, muestran que la lemma *c* es idéntica a la lemma fértil y posee, en una de ellas, un nervio medio y dos laterales, en la otra un nervio medio y cuatro laterales; la glumela superior, idéntica a la de cualquier espiguilla normal salvo el dorso algo redondeado, carece de nervio medio y sus dos nervios más próximos al plano medial consisten en vasos helicados; es evidente que ha resultado de la concrecencia de las semipálea *a* y *b* (Fig. 62-64).

La bráctea *c* se origina en estas espiguillas visiblemente más arriba que la pálea y las lodículas, pero por debajo del pistilo, que pertenece a la flor situada en la axila de la lemma fértil 5. Nos encontramos así frente a una situación que contradice uno de los axiomas de la morfología de gramíneas: una lemma, situada aparentemente en el mismo eje que la pálea y por encima de ésta, en la posición que ocuparía la lodícula posterior.

Un morfológo que solamente dispusiese de las espiguillas mostradas en las Fig. 26-27 y 28 difícilmente habría sospechado la causa de esta paradoja.

Estados de transición hacia el caso extremo mencionado: (1) La espiguilla Fig. 25, cuyas semipálea se han unido parcialmente a lo largo del plano medial; la lemma *c* termina en un mucrón violáceo idéntico al de la lemma fértil 5. (2) Las espiguillas de las Fig. 23-24 y 29-30, cuyas semipálea están fusionadas apenas en la base. (3) Las espiguillas de las Fig. 11-12, 14-16, 17-18, 19-20 y 21-22 que muestran las semipálea separadas y la lemma *c* en distintos estados de desarrollo y originándose de un eje con diversos grados de oblicuidad según su incurvación.

La incurvación de la raquilla es evidente en la espiguilla de la Fig. 10.

En las espiguillas de las Fig. 5, 11-12 y muchas otras no fotografiadas, las semipálea quedan menos desarrolladas y por regla general muestran notables diferencias de tamaño.

La lemma *c* puede originarse en posición externa con respecto a las semipálea *a* y *b*; las espiguillas de las Fig. 1, 2-3, 4, 6-7 y 8-9 muestran el internodio relativamente largo que separa a esta lemma de la lemma fértil 5. Además, en estas espiguillas se aprecia claramente que las semipálea están situadas en la axila de dicha lemma 5.

En la axila de la lemma *c* a veces se forma un pistilo adicional, sin pálea ni estambres o acompañado de algunos estambres. Las espiguillas de las Fig. 14-16 y 26-27 contienen dos pistilos que pertenecen a las flores situadas en las axilas de las lemmas 5 y *c*, respectivamente; la espiguilla de las Fig. 17-18 contiene sólo uno, en la axila de la lemma 5.

De una espiguilla como la mostrada en las Fig. 2-3, cuya lemma *c* ocupa una posición externa, puede pasarse sin dificultad a las espiguillas de las Fig. 32-33, 34-35, 36-37 y 38, en las que dicha lemma ha alcanzado un desarrollo similar al de una lemma fértil normal y es concrescente con una o ambas semipáleas *a* y *b*. Obsérvese la pseudopálea en la Fig. 34 (lado derecho), que, excepto por su tamaño, es completamente normal, mientras que vista del lado izquierdo (Fig. 35) muestra la semipálea *b* separada y en posición aparentemente externa. El caso se repite en la espiguilla de las Fig. 36-37, con la diferencia que la semipálea *b* está fusionada hacia la base con el resto de la pseudopálea y ocupa una posición interna.

Considérese ahora otra serie de espiguillas. En la Fig. 13 la raquilla ha producido por encima del antecio fértil una lemma, cuya área de origen es tan reducida que los bordes se han fusionado hasta la mitad de la longitud, mostrando la bráctea una acentuada tendencia a transformarse en órgano radial; la rotación sufrida por esta lemma *c* obedece a las limitaciones de espacio creadas por el desarrollo previo del antecio fértil, con sus semipáleas *a* y *b*. La tendencia de una bráctea a transformarse en eje se observa en forma extremada en la espiguilla de la Fig. 49; la verdadera naturaleza de esta estructura (5) se muestra todavía en la base y especialmente en la composición de su epidermis. Esta espiguilla es además interesante porque muestra que la segunda lemma estéril (4), en caso de atrofia o ausencia de la lemma fértil normal, adquiere una conformación similar a ella; la flor en su axila abortó y en su lugar existe un rudimento en forma de pequeña eminencia cónica.

Otro caso de espiguilla con menor número de brácteas, en que la segunda lemma estéril ha reemplazado en sus funciones a la lemma fértil de la espiguilla normal, lo muestra la Fig. 47. Lleva una pseudopálea y en su interior una flor con tres estambres y un pistilo atrofiado.

En esta serie cabe mencionar tres espiguillas que fueron extraídas por el autor, pero cuya descripción figura en apuntes de junio de 1953. Al igual que la anterior y las siguientes, pertenecía a una planta de la mutación minutoide que formó panojas en condiciones de invernáculo.

La primera espiguilla estaba constituida por las cinco brácteas normales, pero la glumela superior era muy estrecha; la raquilla se continuaba más allá de la lemma fértil en un órgano radial, idéntico

al de la Fig. 49, que a un cuarto de milímetro a partir de su origen corría fusionado con dicha glumela superior, a lo largo del plano medial, sobresaliendo a modo de cresta y volviendo a quedar libre poco antes de alcanzar el ápice.

La segunda espiguilla era similar, pero la lemma-eje era concrecente con la glumela superior en toda su longitud y constituía con ella un órgano homogéneo —una verdadera pseudopálea— provisto de nervio medio; sólo en la propia base podía advertirse que estaban implicados dos órganos distintos.

En la tercera espiguilla, la glumela superior estaba escindida en dos semipáleas y la bráctea-eje se originaba exactamente entre éstas; poco antes del ápice de la espiguilla formaba un ángulo, transformándose en una arista pequeña.

Las tres espiguillas poseían flores en posición normal, con dos lodículas y un pistilo cada una; no figuran datos respecto al número de estambres.

Los casos descritos proporcionan una prueba adicional de la naturaleza heterogénea de la glumela superior y permiten obtener una idea clara de cómo participa una lemma en su constitución.

El fenómeno de concrecencia de partes es una tendencia bastante generalizada en *Oryza sativa*; ocurre con las dos lodículas, con filamentos de estambres y particularmente con las glumelas superiores de espiguillas bifloras. Cuando se forman dos antecios, son raros los casos en que las glumelas superiores se desarrollan independientemente (Fig. 44). En la mayoría de los casos quedan reducidas a los bordes cartilagosos y los respectivos pistilos se encuentran en estrecho contacto (Fig. 39-41); las restricciones son impuestas por el espacio disponible. Una espiguilla similar, en que las semipáleas del antecio superior se encuentran más desarrolladas, se ve en la Fig. 42-43; aquí falta el componente *c* y el pistilo quedó más atrasado en su desarrollo que el del antecio inferior. En la espiguilla de la Fig. 58-59, que constituye un caso excepcional, la pseudopálea se ha separado en dos semipáleas de tamaño diferente y una lemma (*c*), mientras la glumela superior del antecio inferior carece de la parte media y su semipálea derecha es concrecente en la base con la semipálea *b* del primero.

Los casos más frecuentes de concrecencia son los mostrados en espiguillas como la de la Fig. 45. Las semipáleas de ambos antecios se han originado en íntima unión dorsal y constituyen sendas glumelas superiores que, debido a las circunstancias de su origen, ocupan una posición lateral; generalmente una de ellas posee nervio medio, que corresponde al componente lemma del antecio superior desarro-

lado a modo de eje, como se vio anteriormente, mientras la otra carece del mismo. Suelen presentarse estas "páleaas laterales" en distintos grados de concrecencia y desarrollo, casi siempre mostrando tamaño desigual aunque ambas carezcan de nervio medio.

La espiguilla de la Fig. 48, que posee un número normal de brácteas, muestra una fenómeno similar de concrecencia entre pseudopálea y pálea de los antecios superior e inferior, respectivamente; en esta espiguilla la segunda lemma estéril (4) ha cobrado un desarrollo mucho mayor que la primera, como ocurre cada vez que aparece un brote en su axila.

Existen, por último, casos en que las dos glumelas superiores quedan unidas solamente a lo largo del nervio medio, compartiendo una zona más o menos estrecha a ambos lados de éste.

En espiguillas con el número normal de brácteas, la glumela superior se presenta a veces poco desarrollada y escindida en dos semipáleaas de tamaño desigual, sin que existan rastros de la parte media; el pistilo, en estas circunstancias, parece estar situado en la axila de la semipálea mayor. Tal comportamiento podría constituir un apoyo para la interpretación de la pálea como profilo. En las ramas vegetativas, el profilo posee dos hacecillos conductores principales, uno de los cuales es más grande y se desarrolla antes que el otro; esta característica junto con el hecho que la yema axilar tienda a ocupar una posición opuesta al hacecillo mayor —que representa al haz medio— ha inducido a interpretar el profilo como una hoja simple cuya forma biaquillada se debe a la presión ejercida por el eje (Arber, 1934).

Aunque el presente caso parecería indicar que la pálea se origina de dos hojitas separadas, no es decisivo para terciar en esta antigua discusión, porque la escisión es producida por el aborto del componente lemma. Dicho aborto sirve para explicar aquellos casos en que la glumela superior se presenta sin quilla, por concrecencia de las semipáleaas, mostrando una cara plana entre los dos nervios más próximos al plano medial.

La misma situación puede ocurrir en *Leersia drepnothrix*, según lo observado por Jacques-Felix (1955) en algunas espiguillas cuya glumela superior carece de nervio medio.

Si no se acepta que la glumela superior de *Oryza* es una pseudopálea constituida como se indicó anteriormente, ¿qué otra interpretación es posible para la bráctea *c*? Examinaremos dos posibilidades.

A) Es una lodícula, la lodícula posterior que ha desaparecido tanto en *Oryza* cuanto en la mayoría de las gramíneas. Esta interpretación debe descartarse por los siguientes motivos: 1) Siempre posee un nervio medio y dos o más laterales, dispuestos simétricamente; 2)

Cuando alcanza amplio desarrollo es morfológica y anatómicamente idéntica a la lemma fértil de la espiguilla normal; 3) A veces se presenta en su axila un pistilo, estambres y estructuras reducidas semejantes a bordes cartilagosos de una pálea normal; 4) En una ocasión, por lo menos, coexistía con una lodícula posterior.

Es evidente que estas características no pueden corresponder a las de una lodícula, especialmente por comparación con las lodículas anteriores de *Oryza*, normales o hipertrofiadas, o inclusive con las de *Streptochaeta*, que por otra parte son similares entre sí y multinervias. Además, la lodícula posterior en Bambúseas generalmente está menos desarrollada que las anteriores. El rudimento de lodícula posterior observado por Belk (1939) en *Zizania aquatica*, que se asemeja a un filamento estaminal, carece totalmente de tejido vascular.

En este punto interesa mencionar la descripción de Butzin (op. cit., pág. 43) del comportamiento de los haces conductores en la espiguilla normal de *Oryza*. Luego de referirse a la nervadura de las lodículas anteriores, expresa dicho autor: "Ausserdem werden manchmal hinten 2 kleine Nerven d1 und d2 sichtbar, die sich vereinen (d) und weiter ober in die Hauptstele einziehen (Abb. 7 m-n). Es ist anzunehmen, dass dies die Reste für die Nervatur einen hinteren Lodicula sind, die nach Schweikerdt und Marais (1956) bei *Oryza* nur ausnahmsweise ausgebildet wird und von Belk (1939) bei der *Oryzae Zizania aquatica* L. beobachtet worden ist".

El mismo autor, sin embargo, al describir el comportamiento vascular en la espiguilla de *Ehrharta erecta* Lam. (pág. 54), indica la existencia de dos nervios que se reúnen antes de penetrar en la terminación de la raquilla. Lo mismo podría suponerse para el caso de *Oryza*.

Por último, la interpretación de la bráctea *c* como lodícula, por inverosímil que parezca, lleva *ipso facto* a aceptar que la glumela superior de la espiguilla es una pálea. Rössberg (1935) sostiene que esta glumela no puede ser otra cosa que pálea porque se origina por debajo de los órganos florales; sin embargo, un corte por el plano medial de una espiguilla biflora demuestra que la lemma del antecio superior se encuentra muchas veces situada en un nivel más bajo que los órganos florales del antecio inferior, debido a que el eje en que se insertan estos últimos es más largo que el eje floral superior. Otro argumento de índole más compleja será considerado en un próximo capítulo.

B) Es una pálea. Si así fuese, debería pertenecer al eje floral situado en la axila de la lemma fértil y, por consiguiente, la glumela superior de la espiguilla normal sería una lemma genuina, como sostienen Peterson, Pilger y Parodi, lemma que puede escindirarse en dos partes, por la presión que ejerce dicha pálea al reaparecer en la espi-

guilla, y fusionarse parcial o totalmente con ella. Las objeciones son las mismas que las expuestas en el caso anterior.

C) Toda otra alternativa exigiría partir de la suposición que la espiguilla de *Oryza* no es homóloga con la de las restantes gramíneas, lo cual me parece improbable.

Se ha hecho referencia en una página anterior al problema de la organogénesis en el primordio de la espiguilla y se indicó que aún no está aclarado. En efecto, los datos existentes son contradictorios. Noguchi (1929) indicó el siguiente orden de formación: lemma fértil, pálea y lemmas estériles simultáneamente, pedicelo, estambres, pistilo, lodículas; las glumas vacías se indican en la Fig. 6 pero no se las menciona en el texto. Juliano y Aldama (1937) indican un orden semejante, aunque no idéntico: lemma fértil, segunda lemma estéril, pálea y primera lemma estéril, estambres, pistilo, lodículas; tampoco estos autores consideran las glumas vacías. Satchithanandam (1957), único autor que estudió la histogénesis de la espiguilla, indica: lemmas estériles, lemma fértil, pálea, estambres, lodículas, pistilo (omite también las glumas vacías).

Por consiguiente, según los dos primeros el orden es catablástico, pero según el último autor el orden es anablástico. Sobre la base de las anomalías estudiadas aquí, yo me inclino por esta última posición. Las diferencias derivan, a mi juicio, de la complicación introducida por el factor aceleración del desarrollo, que en el caso de las *Oryzoideae* está volcado hacia la parte superior de la espiguilla y la hace aparecer como fuertemente acrótona. En realidad, tratase de una espiguilla mesótona, en que por encima y por debajo del antecio fértil existen lemmas estériles.

De acuerdo con lo expuesto, la espiguilla normal forma sus cinco brácteas, en sucesión acrópeta, y la seudopálea; la raquilla se gasta íntegramente en la diferenciación del componente lemma de la glumela superior o bien queda un resto de meristema apical fusionado con el eje floral. De este comportamiento pueden derivarse los siguientes anormales:

1) La raquilla produce el número normal de brácteas. El antecio fértil acelera su desarrollo relativo, como es usual, pero el meristema apical prosigue funcionando con cierta independencia respecto del eje floral. La asociación existente entre el primordio de la pálea y el de la lemma vacía queda más o menos disuelta, y los respectivos componentes se diferencian según las condiciones de tiempo y espacio existentes. En la axila de la lemma así independizada puede formarse una flor femenina o a veces también algunos estambres; es dudoso si esta lemma puede constituir un antecio completo.

2) La raquilla forma, siempre en sucesión acrópeta, un mayor número de brácteas que el usual. Si el antecio terminal se adelanta demasiado en el desarrollo, todas las lemmas situadas hacia abajo quedan vacías; si el adelanto no es tan acentuado, la lemma inmediata inferior alcanza a formar en su axila una pálea o una ramita florífera cuyo grado de perfección dependerá de la longitud del internodio que separa a esta lemma de la inmediata superior. Pueden formarse, entonces, dos antecios independientes, siendo el superior el más desarrollado y provisto de seudopálea, o sino las glumelas superiores de ambos presentan diversos grados de fusión, de la manera que se ha descrito. En algún caso excepcional, la seudopálea puede presentarse separada en sus partes componentes.

Otras anomalías representan variaciones de los dos comportamientos principales recién mencionados.

INTERPRETACIÓN DE LA ESPIGUILLA DE *ORYZA* L.

De acuerdo con el análisis precedente y con los datos de la literatura relativos al problema, la espiguilla de *Oryza* L. está constituida de la siguiente manera.

En la base de la espiguilla, por debajo de la articulación de la raquilla, hay dos pequeñas escamas correspondientes a las glumas vacías. Siguen hacia arriba dos brácteas lineales: la inferior puede considerarse como una tercera gluma vacía, pues jamás forma una yema en su axila*; la superior es una lemma estéril y su yema axilar puede desarrollar una pálea (perfilo) o una ramita de inflorescencia. Finalmente, el antecio fértil, constituido por una lemma y una glumela superior de constitución heterogénea, que en el presente trabajo ha sido denominada seudopálea. Esta seudopálea resultó de la conescencia del primordio de la pálea perteneciente al antecio fértil actual con el primordio de una lemma situada más arriba en el eje de la espiguilla. El meristema apical de la raquilla se gasta íntegramente en la formación de esta lemma o queda un resto que puede formar todavía una flor incompleta.

La flor normal está constituida por dos lodículas, fusionadas con la base de la pálea, seis estambres y un pistilo con dos estilos y estigmas.

Los datos disponibles no son suficientes para establecer si el número original de estambres es el indicado.

* En *Potamophila* puede formarse una pálea en la axila de la primera lemma estéril (Winter, 1951).

En la mayor parte de los géneros de la subfamilia *Oryzoideae* Parodi, el componente pálea de la glumela superior ha desaparecido completamente y esta glumela debe interpretarse, por lo tanto, como una lemma genuina, según lo propuesto independientemente por Peterson, Pilger y Parodi.

Según mi interpretación, la espiguilla de las *Oryzoideae* es mesótoma y se encuentra en estrecha relación con la de las *Bambusoideae*.

LAS AFINIDADES ENTRE LAS ORYZOIDEAE Y LAS BAMBUSOIDEAE

La interpretación de la espiguilla de *Oryza* presentada en este trabajo completa el cuadro de las similitudes existentes entre las subfamilias *Oryzoideae* y *Bambusoideae*, puestas de manifiesto por diversos investigadores mediante la comparación de sus respectivas características citológicas, anatómicas, embriológicas, etc. Véase especialmente el resumen efectuado por Winter (1951) y Prat (1960).

Una característica adicional importante la proporcionó Freier (1959) cuando demostró que las células clorénquimáticas del mesófilo del nomofilo de *Bambusoideae* y *Oryzoideae* pertenecen a un mismo tipo, que él denomina tabulares lobuladas; este tipo celular caracteriza, asimismo, a *Streptochoetae*, *Parianeae* y *Olyreae*.

Por último, la única discrepancia quedó eliminada cuando Reeder (1962) demostró que el sistema vascular del embrión bambusoide pertenece al tipo festucoide y no se diferencia prácticamente de los embriones que él denomina oryzoides-olyroides; con esto rectificó su anterior trabajo en que asignaba el embrión de las Bambúseas al tipo panicoides (Reeder, 1957).

La semejanza se extiende incluso al campo de las anormalidades. El fenómeno de ramificación de la espiguilla a partir de la axila de una o más glumas vacías en Bambúseas, descrito por Möbius (1898), Pilger (1927) y McClure (1934) ocurre asimismo en *Oryza sativa*, según se ha mostrado en este trabajo. En ambos grupos se observan, además, lodículas-estambres, gineceos biovulados, etc. Consideradas estas anormalidades conjuntamente con las semejanzas mencionadas, representan algo más que meros casos de variación paralela.

Interesa, finalmente, señalar las afinidades entre estas dos subfamilias y *Streptochoeta*, sobre cuya anatomía foliar y morfología de la espiguilla publicó Michaux Page (1947, 1951) dos interesantes trabajos.

LA MORFOLOGÍA DE LA ESPIGUILLA DE *ORYZA* SEGÚN
SCHWEICKERDT Y MARAIS

En una interesante investigación sobre la morfología de *Oryza barthii* A. Chev., Schweickerdt y Marais (1956) interpretaron la glumela superior como una pálea de estructura heterogénea, originada a partir de un primordio de pálea fusionado con el primordio de la prolongación de la raquilla*.

La conclusión se basó en el estudio de espiguillas anormales que presentan una bráctea supernumeraria en diversos grados de desarrollo, pudiendo estar vacía o llegar a constituir un antecio incompleto o completo.

Esta interpretación no es nueva. Belk (1939), en una Tesis que lamentablemente quedó inédita (un microfilm de este trabajo lo obtuve de la Biblioteca de la Universidad de Cornell), expresó la sospecha que la glumela superior de las *Oryzaceae* podría tener una composición similar a la indicada. Así, dice la autora (pág. 105): "In the palea two vascular bundles are in the usual position as can be seen from their origin. A third median bundle occupies the keel which becomes much exaggerated in the upper part of the spikelet (Fig. 417, 418). From the position of the median vascular bundle, and from its origin at the base of the spikelet it seems possible that it might represent the rachilla fused with the palea. Such a suggestion needs proof, and is not adopted at present". Más adelante agrega. (pág. 144): "In *Leersia* (Fig. 414-418), and *Zizania* (Fig. 423-433) the palea has three veins, a midrib and two lateral strands. The condition might be interpreted in either of two ways. Considering the original three-strand condition of the palea as the fundamental type, these genera might have retained such a palea. The other possibility is that the midrib might represent the extension of the rachilla which has fused completely with the palea...".

A pesar de la aparente similitud que existe entre mi hipótesis y la de Schweickerdt y Marais, ellas difieren mucho en cuanto a sus implicaciones. En efecto, de un análisis superficial puede resultar indiferente que el primordio de pálea sea concretescente con el "primordio de la prolongación de la raquilla" o con el primordio de una lemma, en especial si se tiene en cuenta que la lemma es una bráctea perteneciente al eje de la espiguilla y que a veces puede ocupar una posición terminal, como se indicó anteriormente.

Existe, empero, una diferencia importante; pues según se adopte

* La expresión empleada por los autores (Primordium des Rachillafortsatzes) me resulta poco clara.

una u otra de estas dos opiniones, distinta será la interpretación de la espiguilla y del proceso que la originó.

La interpretación de Schweickerdt y Marais está íntimamente vinculada con su hipótesis relativa al proceso de reducción de la espiguilla a su condición uniflora actual, elaborada sobre la base de la formación de una lemma supernumeraria por debajo del antecio fértil de *O.barthii*. En los distintos grados de desarrollo mostrados por dicha lemma los autores ven una recapitulación de las etapas por las que habría pasado el proceso filogenético de reducción en *Oryza*.

Limitaciones de espacio me impiden reproducir toda la argumentación y las figuras de ese trabajo, que es necesario tener ante la vista. Resumo a continuación los aspectos esenciales, deteniéndome particularmente en aquellos que constituyen, a mi juicio, errores de interpretación.

Como punto de partida del proceso de reducción, los autores presentan una espiguilla biflora cuyas páleas están unidas dorsalmente, compartiendo el nervio medio (que corresponde a la prolongación de la raquilla); estas páleas se encuentran libres hacia el ápice, pero uno de los componentes retiene el nervio medio, el otro es binervado (op. cit., fig. 68-73). La elección de esta espiguilla se debió a razones prácticas y a que las espiguillas de *Lygeum spartum* L.—género que según los autores está emparentado con las *Oryzaceae*—poseen páleas fusionadas dorsalmente. Cabe aclarar aquí que se trata de una variación paralela porque *Oryzaceae* y *Lygeae* no son afines (Parodi y Calderón, 1961).

En una segunda etapa, el proceso de reducción habría seguido dos direcciones: una llevó a un callejón sin salida al desembocar en el estadio de páleas laterales (op. cit., fig. 74-78); la otra condujo a la disociación de las páleas en el plano transversal y resultó la dirección exitosa.

El componente prolongación de la raquilla puede sufrir una dicotomía en el primordio, resultando ambas páleas trinervadas, o más frecuentemente ocurre un desarrollo desigual de los primordios de dichas páleas y de la prolongación de la raquilla; en el último caso, la flor inferior es menos desarrollada que la superior, pues posee una pálea binervada y parte del ciclo estaminal, mientras la flor superior posee una pálea uniaquillada y trinervada y es perfecta.

Las etapas siguientes en este proceso consisten en una reducción progresiva de la lemma supernumeraria (tercera lemma estéril), que desciende en el eje de la espiguilla hasta ocupar la posición de la lemma estéril superior de la espiguilla normal; a su vez, la segunda lemma estéril pasa a ser la primera; ésta desciende por debajo de la articulación de la raquilla y se transforma en la segunda gluma vacía; la segunda gluma vacía ocupa la posición de la primera, y esta última

desaparece completándose así la recapitulación del proceso de transformación de la espiguilla biflora en uniflora.

Por consiguiente, la primera gluma vacía de la espiguilla normal sería en realidad la segunda gluma de la espiguilla biflora ancestral.

En mi material de *Oryza sativa* se presentan todas las anomalías descritas por Schweickerdt y Marais, y numerosas otras que no es posible hacer entrar en el seductor esquema propuesto por estos autores. Al parecer no existe en *O. barthii* ningún estadio que corresponda al proceso de separación de la glumela superior en las partes componentes, tal como ocurre en *O. sativa*; esto puede depender del reducido número de espiguillas anormales que apareció en su material, pero por lo menos en dos casos descritos en el trabajo que se está discutiendo hay evidencias de que tal fenómeno también ocurre en dicha especie, aunque ha sido interpretado de otro modo.

Así, por ejemplo, los cortes microtómicos representados en las fig. 24-28 del trabajo de Schweickerdt y Marais, corresponden a una espiguilla que presenta una pequeña bráctea en la posición que ocuparía la lodícula posterior; esta formación carece de nervadura (el detalle no se menciona en el texto) y los autores la atribuyen a una tendencia a la trimetría del ciclo de lodículas. La glumela superior de esta espiguilla es uniaquillada y muestra cinco nervios.

La supuesta lodícula corresponde por su aspecto y posición a la lemma que designé con la letra *c* en mi material, especialmente en las fig. 62-64, y que siempre presenta características similares a la lemma fértil. Por otra parte, cada vez que aparece una lodícula posterior en *O. sativa*, su nervadura y conformación son idénticas a las de las lodículas anteriores.

En este lugar es de suma importancia mencionar el trabajo de Bhide (1919); ya en mi nota anterior (Núñez, 1951) me referí a las anomalías descritas por este autor en *O. sativa* var. *plena* Prain, semejantes a las que aparecen en mi material.

Schweickerdt y Marais (op.cit., fig. 91 a-p) reordenaron los dibujos de Bhide para adecuarlos a la serie de reducción hipotética postulada por ellos, pero cometieron una omisión imperdonable: el único dibujo de Bhide que no reproducen ni comentan en su trabajo es justamente aquel que está en franco conflicto con sus ideas. Este dibujo (Bhide, op.cit., Tab. XIII, fig. 5) corresponde a una espiguilla cuya glumela superior está hendida por el plano medial, hasta la base, en dos mitades, una de las cuales fue eliminada para mostrar una bráctea idéntica en morfología y posición a la lemma *c* de mis figuras 14, 17 ó 31.

Sin embargo, dichos autores reproducen un dibujo de Bhide (op. cit., Tab. XIII, fig. 6), correspondiente a una espiguilla menos comprometedor, pues muestra la misma bráctea en un estadio de poco desarrollo, con el siguiente comentario (Schweickerdt y Marais, op. cit., pág. 20): "Auch lässt die Unklarheit und Unvollständigkeit seiner Taf. XIII, Fig. 6 (= unsere Fig. 91, g) keine endgültige Bewertung zu".

En mi opinión, la bráctea que muestra Bhide en su fig. 6 corresponde aproximadamente a la representada por Schweickerdt y Marais en sus fig. 24-28 y a la que aparece repetidas veces en ese mismo estadio en mi material. Es inexplicable por qué carece de nervios en estas figuras y habría que verificar, además, si la nervadura que muestra la glumela superior es la correcta.

Los autores presentan en sus fig. 14-18, sin comentarla en el texto, una espiguilla cuya glumela superior carece de nervio medio; la leyenda de estas figuras dice: "Vorspelze - begrannt, 4nervig. Schwellkörper 3". Una pálea aristada es imposible en *Oryza* y, en verdad, en la casi totalidad de las gramíneas; tampoco puede ser producida por la prolongación de la raquilla, pues la arista es homóloga con el limbo de un nomofilo y debe ser llevada por el equivalente a la vaina del mismo, o sea, por una lemma. Puede aceptarse suponiendo que ha sido producida por el componente lemma de mi interpretación, y que la presencia de cuatro nervios se debe al desarrollo asimétrico de las partes laterales correspondientes a la pálea.

Finalmente, la espiguilla representada en las fig. 19-23 trae la siguiente leyenda: "Vorspelze 5nervig, Schwellkörper 3, der dorsale Schwellkörper ist heterogen, d.h. er stimmt nur teilweise mit einer Spelze (SP) überein, während der Rest des Gewebes (LO) einem typischen Schwellkörper entspricht. Griffel...". El componente (SP) es, a mi juicio, una pálea atrofiada situada en la axila del componente lemma de la pseudopálea que, además, muestra dos lodículas fusionadas; la pseudopálea se ha desarrollado en este caso más que de ordinario, como se muestra también en mi material.

Entre las restantes espiguillas discutidas en ese trabajo no aparecen otros casos de complicaciones por encima de la glumela superior que podrían ser interpretados diferentemente. Sin embargo, basándome en el principio de las series homólogas en la variación (Duval-Jouve, 1865; Vavilov, 1922), no dudo que una cuidadosa búsqueda tanto en material vivo como herborizado permitirá encontrar, en otras especies de *Oryza* y de géneros afines, anormalidades similares a las mostradas en mi material.

Bhide (op. cit.) dice que en la var. *plena* las espiguillas pueden contener dos a cinco cariopses cada una, debido a que casi todas las espiguillas de la panoja contienen dos a cinco ovarjos, de los cuales

se desarrollan sólo 1-3 cariopses en cada espiguilla; en la Tab. XII, fig. 3 de su trabajo se muestra una flor con tres ovarios y seis estambres. Esta variedad merece ser reinvestigada cuidadosamente.

Las consideraciones precedentes nos llevan al proceso de reducción postulado por Schweickerdt y Marais. Este proceso exige que por debajo del antecio fértil aparezca una sola lemma supernumeraria, de la manera que ya se ha visto. Creo haber demostrado suficientemente a lo largo de este trabajo que los hechos no están de acuerdo con ese esquema, pues por encima de dicho antecio también puede producirse una lemma, independientemente de que se acepte o no mi interpretación.

Existen todavía otros argumentos, fundados en hechos reales, además de los teóricos aducidos, en contra del uso de anomalías para interpretaciones filogenéticas. Así, por ejemplo, en mi material suelen encontrarse espiguillas que presentan más de una bráctea supernumeraria (Fig. 46 y 61); en relación con esto es importante resumir el trabajo de Kuang, Chang y Tu (1946), que se refiere a la variación de las brácteas supernumerarias ("polyhusks") en diversos cultivos de *Oryza sativa* y en *O. minuta* Presl. Esta investigación fue realizada con el objeto de estudiar el comportamiento hereditario de ese carácter. Las brácteas supernumerarias aparecen en cultivos nativos e introducidos, también en progenies de híbridos naturales y artificiales. Las espiguillas analizadas muestran desde una a cinco brácteas supernumerarias. El carácter "polyhusks" segrega en la F₂ de los cruzamientos artificiales en la relación 3 normal: 1 anormal, dependiendo por tanto de la acción de un par de alelos; un solo cruzamiento mostró la relación 63:1 en la F₂, sugiriendo la intervención de factores triplicados.

Además de las espiguillas con lemmas supernumerarias, los autores chinos observaron antecios cuya glumela superior mostraba diversos grados de atrofia; variación en el número de nervios de la lemma fértil y en el número de pistilos y estambres; espiguillas bifloras; espiguillas unifloras con dos cariopses; espiguillas con tres flores (según la descripción, se trata del reemplazo de la flor superior de una espiguilla biflora por una espiguilla completa, con pedicelo).

El análisis estadístico de las anomalías muestra lo siguiente: el carácter se presenta con mucha más frecuencia en la subsp. *indica* que en la subsp. *japonica*; los factores ambientales hacen variar el porcentaje de espiguillas con brácteas supernumerarias; la frecuencia de espiguillas anormales disminuye a medida que aumenta el número de brácteas supernumerarias, desde uno a cinco; cuando existe una sola supernumeraria su tamaño es igual al de la lemma fértil o a veces alcanza a la mitad de su longitud, pero ocasionalmente es más grande y posee más nervios; cuando existen cuatro o cinco supernumerarias

casi siempre son de igual tamaño que la lemma fértil; el número de estambres, tanto en espiguillas normales como en anormales, varía de cero a ocho, siendo seis el más frecuente; el número de pistilos varía de cero a cuatro, siendo más frecuente la clase con uno y muy pocas las espiguillas con cero, tres y cuatro pistilos; la fertilidad disminuye a medida que aumenta el número de brácteas supernumerarias y las espiguillas con cuatro o cinco son, sin excepción, completamente estériles.

Los autores, entre otras conclusiones, opinan que *Oryza* debe pertenecer a la subfamilia *Panicoideae*, pues la distribución simétrica de las brácteas supernumerarias demuestra que la flor fértil de la espiguilla normal es la superior; además, suponen que el carácter "polyhusks" representa un caso de atavismo, aunque la reversión no siempre sea completa debido a la existencia de factores inhibidores.

Pasando por alto los errores conceptuales en que incurren estos autores, es evidente en su trabajo que el carácter brácteas supernumerarias se debe a una o más mutaciones recesivas que nada tienen que ver con atavismos o reversiones; todas las investigaciones genéticas efectuadas sobre la herencia de ese carácter llevan a la misma conclusión (Nagao, 1951). Su manifestación incompleta en las progenes de los cruzamientos puede deberse a diferencias en la expresividad del alelo o los alelos implicados, bajo la acción del resto del genomio.

Por otra parte, los autores mencionados caen en el mismo error que Schweickerdt y Marais al confundir el sentido de la organogénesis en la espiguilla con la aceleración posterior en el desarrollo, a lo cual nos hemos referido anteriormente.

Sin embargo, lo más importante de todo es que la demostración de que pueden existir hasta cinco lemmas supernumerarias es suficiente para invalidar el hipotético proceso de reducción sostenido por Schweickerdt y Marais. El hecho que estos autores no hayan encontrado en *O. barthii* más de una lemma supernumeraria no significa que no puedan aparecer en esta especie espiguillas que posean una mayor cantidad. Si se desea ser consecuente con su razonamiento, habría que admitir la desaparición de hasta cinco lemmas, por lo menos, y, por extensión, habría que interpretar todos los fenómenos de bracteomanía que ocurren en gramíneas, como otras tantas recapitulaciones del proceso de la evolución. Esta tendencia, acentuada a la construcción de esquemas de reducción y a interpretar anomalías como saltos hacia atrás, impide aceptar que en las inflorescencias elementales como las que nos ocupa existen latentes posibilidades de desarrollo que normalmente no se expresan.

Por ejemplo, tomando un caso extremado, en *Sorghum* fueron descriptas por Laude y Gates (1929) espiguillas anormales con 28

a 41 lemmas supernumerarias por encima de las glumas vacías, de modo que se asemejan mucho a una espiguilla de *Eragrostis*; estas espiguillas eran completamente estériles. Puedo mencionar, también, además de otros casos descritos en la literatura, un fenómeno similar en espiguillas de *Ichnanthus nemorosus* (Herbario L. R. Parodi N° 5216, Quebrada de Lules, provincia de Tucumán, agosto de 1923), que mostraba más de doce brácteas supernumerarias por encima de las glumas vacías. ¿Deben interpretarse todas estas anomalías como reversiones a un estado ancestral?

Como argumento adicional para oponerse al supuesto proceso de reducción, debe observarse que la posición de la primera gluma vacía siempre es adaxial, tanto en espiguillas normales como en aquellas que presentan una o más lemmas supernumerarias, lo cual no debería ser cuando aparece nuevamente la supuesta bráctea desaparecida.

En la hipótesis de Schweickerdt y Marais juega un papel importante el cambio en el punto de articulación de la raquilla cuando aparece una lemma supernumeraria, según la posición que ocupe en el eje de la espiguilla. En mi material también ocurre que, cuando esta lemma está poco desarrollada, al desarticularse la espiguilla quedan en el pedicelo las dos glumas vacías y la primera lemma estéril; pero asimismo se presentan casos en que la lemma extra es tan larga como la lemma fértil y ocurre otro tanto; inclusive, la desarticulación puede efectuarse por encima de las dos primeras lemmas estériles, quedando éstas en el pedicelo junto a las dos glumas vacías. Por último, en espiguillas absolutamente normales, también se presentan casos en que la desarticulación se produce entre la primera y la segunda lemma estéril. Creo que este fenómeno podría explicarse de otra manera, sin necesidad de relacionarlo con una hipotética espiguilla ancestral.

Una variación similar en el punto de articulación de la raquilla ocurre en el género *Lasiacis*, cuyas especies *L. excavata* y *L. divaricata* se caracterizan por producirse la desarticulación por encima de la gluma I, a diferencia de lo que ocurre con las restantes especies del género y de las *Panicaceae* (Parodi 1943),

La ubicación de *Lasiacis* dentro de esa tribu tendría que ser reinvestigada. Las características histofoliarias presentan analogías con las de *Pharus*, *Olyra*, etc., pertenecientes a las *Oryzoideae* (Schwabe, comunicación personal); el cariotipo (Núñez, 1952) se aparta del que presentan en general las *Panicaceae* y se aproxima al de las *Bambusaceae*; también existen semejanzas morfológicas con representantes unifloros de esta tribu (*Chusquea*).

Schweickerdt y Marais (op. cit.), por razones que no alcanzo a comprender, sostienen que la espiguilla de los *Oryzaceae* es basítona; sin embargo, de acuerdo con su interpretación de la glumela superior, la

espiguilla de *Oryza* concuerda con la de las *Panicaceae*, que son marcadamente acrótonas. El hecho que la flor sea subterminal, por la supuesta fusión de la prolongación de la raquilla con la pálea, no puede usarse como argumento, porque se conocen casos de *Panicaceae* en que la raquilla se prolonga más allá de la última flor: *Oryzidium*, *Isachne* y quizá *Pennisetum setaceum* (Hubbard, 1939), *Ichnanthus panicoides* e *I. leiocarpus* (Arber, 1929), *Echinochloa crusgalli* (Belk, 1939).

Mayor justificación ofrece, en cambio, la argumentación de Pilger (1939), quien considera la espiguilla de las *Oryzaceae* como basítona debido a su interpretación de la glumela superior y a que excluye de la discusión a las *Bambusoideae*, que constituyen, según él, una línea de desarrollo independiente.

Mi interpretación de la espiguilla como mesótona, además de las razones expuestas, deriva de una comparación con espiguillas de Bambúseas en que el proceso de reducción ha ocurrido en ambos sentidos.

Finalmente, deseo referirme a dos errores aparecidos en la literatura sobre el tema. El primero se relaciona con mi trabajo anterior (Núñez, 1951). En el corte transversal por una espiguilla biflora (fig. 4), la numeración de las brácteas 3 y 4 es incorrecta y debe ser invertida. Schweickerdt y Marais dedicaron una página de su trabajo para demostrar este error en la numeración, haciéndolo aparecer como la causa directa de mi "merkwürdige morphologische Deutung des *Oryza*-Ährchens". Una lectura atenta de mi trabajo basta para comprender que dicho error, que hace aparecer la flor superior como inferior, se encuentra en flagrante contradicción con los punitos de vista sostenidos allí, y que, por consiguiente, es casual y nada tiene que ver con la esencia del argumento.

El segundo error se debe a Schuster (1910, fig. 14), que presenta un corte transversal por una espiguilla biflora atribuida a *Oryza*. Pilger (1939) señaló que este dibujo no podía corresponder a una espiguilla biflora de *Oryza*, y más tarde, al comentar algunos detalles de mi anterior trabajo (Pilger, 1951, comunicación personal), me indicó la extraordinaria semejanza existente entre dicho dibujo y el que publicó Arber (1934, pág. 361, fig. 185) para una espiguilla masculina de *Zea mays* L.

Agradecimiento. — Expreso mi profunda gratitud al profesor Arturo Burkart, Director del Instituto de Botánica Darwinion, quien en diferentes ocasiones, durante los últimos tres lustros, tuvo la generosidad de enviarme copia dactilografiada de diversos trabajos publicados en revistas, para mí inaccesibles, existentes en la biblioteca de dicho Instituto.

ABSTRACT

Evidence is offered by the author to the effect that the so-called palea of *Oryza sativa* is a structurally heterogeneous organ originated by the congenital union between the primordium of the palea of the fertile floret, and the primordium of a higher, normally empty lemma; his previous hypothesis (Núñez, 1951) is thus confirmed.

Other authors' interpretations are discussed, particularly that of Schweickerdt and Marais (1956) on account of their conception regarding the reduction stages of the spikelet.

The rice spikelet is assumed to be mesotonic and reduction has progressed both from above and from below. The relationships between Oryzoideae and Bambusoideae are emphasized.

Departamento de Agronomía,
Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

BIBLIOGRAFÍA

- ARBER, A. Studies in the Gramineae. IV. 1. The Sterile Spikelets of *Cynosurus* and *Lamarckia*. 2. Stamen-lodicules in *Schizostachyum*. 3. The Terminal Leaf of *Gigantochloa*. *Ann. Bot.*, 42: 173-183 (1928).
- ARBER, A. Studies in the Gramineae. VI. 1. *Streptochaeta*. 2. *Anomochloa*. 3. *Ichnanthus*. *Ann. Bot.*, 43: 35-53 (1929).
- ARBER, A. The Gramineae. A Study of Cereal, Bamboo and Grass. Cambridge University Press, 1934.
- ARBER, A. The Natural Philosophy of Plant Form. Cambridge University Press, 1950.
- BELK, E. Studies in the Anatomy and Morphology of the Spikelet and Flower of the Gramineae. Thesis Cornell University, 1939.
- BHIDE, R. K. Probable Material for the Study of the Experimental Evolution of *Oryza sativa*, var. plena Prain. *Agric. Journ. India*, 14: 494-499 (1919).
- BUTZIN, F. Neue Untersuchungen über die Blüte der Gramineae. Inaugural-Dissertation. Berlin, 1965.
- DUVAL-JOUIVE, J. Variations parallèles des types congénères. *Bull. Soc. Bot. France*, 12: 196-211 (1865).
- FREIER, F. Las células clorénquimáticas del mesófilo de las gramíneas. *Rev. Arg. Agron.*, 26: 1-16 (1959).
- HACKEL, E. Gramineae, in Engler u. Prantl "Die natürlichen Pflanzenfamilien", II. 2: 1-97 (1887).
- HUBBARD, C. E. Véase Rossberg, G. (1936).
- HUBBARD, S. E. *Phyllorachis sagittata* Trim. *Hook. Ic. Pl.* tab. 3386 (1939).
- JACQUES-FÉLIX, H. Notes sur les graminées d'Afrique tropicale. *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.*, 2: 600-619 (1955).
- JULIANO, J. B. and M. I. ALDAMA. Morphology of *Oryza sativa* L. *Philipp. Agric.*, 26: 1-134 (1937).

- KUANG, H. H., CHANG, Y. H. and D. S. TU. Studies on the Variation of Polyhusks in Cultivated Rice (*Oryza sativa* L.). *Journ. Genet.*, 47: 260-271 (1946).
- LAUDE, H. H. and F. C. GATES. A Head of Sorghum with Greatly Proliferated Spikelets. *Bot. Gaz.*, 88: 447-450 (1929).
- MCCLURE, F. A. The Inflorescence in *Schizostachyum* Nees. *Journ. Wash. Acad. Sci.*, 28: 541-548 (1934).
- MICHAUD, V. Morphology of the Rice Spikelet. *Bull. Torrey Bot. Club*, 71: 624-626 (1944).
- MÖBIUS, M. Über ein eigentümliches Blühen von *Bambusa vulgaris* Wendl. *Ber. Senkenb. Nat. Ges.* 1898: 81-89 (no visto, citado por Page, 1951).
- NAGAO, S. Genic Analysis and Linkage Relationship of Characters in Rice. *Adv. Genet.*, 4: 181-212 (1951).
- NOGUCHI, Y. Studien über die Entwicklung der Infloreszenzen und der Blüten bei Getreidepflanzen. *Journ. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo*, 10: 247-303 (1929).
- NÚÑEZ, O. Interpretación morfológica de la espiguilla de arroz. *Ciencia e Investigación*, 7: 230-234 (1951).
- NÚÑEZ, O. Investigaciones cariosistémicas en las gramíneas argentinas de la tribu Paniceae. *Rev. Fac. Agron. La Plata*, 28: 229-256 (1952).
- PAGE, V. M. Leaf Anatomy of *Streptochaeta* and the Relation of this Genus to the Bamboos. *Bull. Torrey Bot. Club*, 74: 232-239 (1947).
- PAGE, V. M. Morphology of the Spikelet of *Streptochaeta*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 78: 22-37 (1951).
- PARODI, L. R. Gramíneas Bonarienses, 3ª ed. Buenos Aires, 1939.
- PARODI, L. R. La estructura de la espiguilla de arroz. *Prim. Reun. Arg. Agr.*, pág. 55. Buenos Aires, 1941.
- PARODI, L. R. Notas sobre gramíneas de la Flora Argentina. *Notas Mus. La Plata*, 8: 92-97 (1943).
- PARODI, L. R. y C. E. CALDERÓN. Estudio histotaxonomico del género *Lygeum*. *Rev. Arg. Agron.*, 28: 81-99 (1961).
- PETERSON, N. F. The Rice Spikelet, its Structure and Interpretation. *Nebraska Acad. Sci.* (Mimeo. Abstr., pág. 6), 1935. (No visto, citado por Page, 1951).
- PILGER, R. Ueber die Blütenstände und Ährchen der Bambuseen Gattung *Guadua* Kunth. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, 45: 562-570 (1927).
- PILGER, R. Zur Morphologie des Ährchens der Gramineen. *Bot. Jahrb.*, 69: 401-418 (1939).
- PILGER, R. Additamenta Agrostologica II. Die Vorspelze der Gramineen. *Bot. Jahrb.*, 74: 199-265 (1948).
- PILGER, R. Comunicación personal (1951).
- PILGER, R. Gramineae II (Herausg. E. Potz in Engler u. Prantl, "Die natürlichen Pflanzenfamilien", 14d. Berlin, 1956).
- PRAT, H. Revue d'Agrostologie. Vers une classification naturelle des Graminées. *Bull. Soc. Bot. France*, 107: 32-79 (1960).
- REEDER, J. R. The Embryo in Grass Systematics. *Amer. Journ. Bot.*, 44: 756-768 (1957).
- REEDER, J. R. The Bambusoid Embryo: A Reappraisal. *Amer. Journ. Bot.*, 49: 639-641 (1962).

- ROSSBERG, G. Beiträge zur Morphologie des Grasährchens. Diss. Berlin, 1935 (no visto, resumido por Hubbard, C. E. in *Journ Bot.*, 74: 143 [1936]).
- SATCHITHANANDAM, P. The Apical Organisation and Development of the Vegetative and Reproductive Apices of *Oryza sativa* L. *Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.)*, 1: 23-43 (1957).
- SCHUSTER, J. Uueber die Morphologie der Grasblüthe. *Flora*, 100: 213-266 (1910).
- SCHWEICKERDT, H. G. und W. MARAIS. Morphologische Untersuchungen an *Oryza barthii* A. Chev. *Bot. Jahrb.*, 77: 1-24 (1956).
- VAVILOV, N. I. The Law of Homologous Series in Variation. *Journ. Genet.*, 12: 47-90 (1922).
- WINTER, B. DE. A Morphological, Anatomical and Cytological Study of *Potamophila prehensilis* (Nees) Benth. *Bothalia*, 6: 117-138 (1951).